

УДК 630\*561.21:674.032.16 (470.343)

*Ю.П. Демаков, Н.В. Андреев*

Поволжский государственный технологический университет, г. Йошкар-Ола

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ  
СОСНЫ В ПРИОЗЕРНЫХ БИОТОПАХ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА  
«МАРИЙ ЧОДРА»**



Одной из актуальных задач биогеоценологии является оценка реакции древостоев на природные и антропогенные воздействия, для решения которой чаще всего используют методы дендрохронологии, основанные на анализе многолетних рядов годичного радиального прироста деревьев, позволяющего точно датировать время наступления благоприятных и неблагоприятных периодов в их жизни. Выявлению закономерностей прироста деревьев посвящено множество публикаций, однако некоторые вопросы являются дискуссионными или слабо освещенными, что связано как с разнообразием самих лесных биогеоценозов, так и с характером экологических воздействий на них, а также подходов исследователей к решению поставленных задач (Битвинькас, 1974; Ловелиус, 1979; Юкнис и др., 1985; Шиятов, Мазепа, 1986; Ваганов и др., 1996; Андреев и др., 2001; Бенькова, Тарасова, 2004; Магда, Ваганов, 2006; Румянцев, 2011). Частично это связано с тем, что информация, содержащаяся в годичных кольцах деревьев, представляет собой смесь сведений о динамике их состояния, биотического окружения и внешней среды (Демаков, 2001, 2013; Демаков, Полевщиков, 1997; Демаков и др., 2007, 2009, 2011).

**Цель исследования** заключалась в оценке характера изменений величины радиального прироста деревьев сосны в приозерных биотопах национального парка (НП) «Марий Чодра» на разном удалении от уреза воды, происходивших в течение всей их жизни под влиянием комплекса климатических, биоценотических и антропогенных факторов.

**Объекты и методика.** В качестве объектов исследований были выбраны 49 деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), произрастающих на берегах озер Яльчик и Глухое НП «Марий Чодра» в зоне интенсивной рекреационной нагрузки, резко возросшей с начала 1960-х гг., и удаленных от уреза воды на разном расстоянии в двух последовательных полосах: 1-20 и 21-40 м. Возраст деревьев изменялся от 60 до 190 лет, а их диаметр – от 28 до 60 см. Для анализа использованы керны древесины, взятые буром Пресслера по одному с каждого дерева на высоте 1-1,3 м от поверхности почвы. Выбранные деревья не имели каких-либо внешних повреждений. Измерение ширины годичных колец проведено на бинокулярном микроскопе с погрешностью  $\pm 0,1$  мм. Всего было измерено 6173 годичных кольца. Обработка цифрового материала проведена с использованием стандартных методов математической статистики и пакетов прикладных программ Excel и Statistica, позволивших провести расчет статистических по-

казателей, а также корреляционный, регрессионный, кластерный и спектральный анализы общепринятыми методами математической статистики.

**Результаты и их интерпретация.** Анализ исходного материала показал, что ширина годичных колец деревьев варьирует в очень больших пределах (табл. 1), однако, несмотря на это, ценопопуляции сосны, произрастающие в различных биотопах, существенно отличаются друг от друга по средней величине показателей, которые на берегу оз. Яльчик выше, чем на оз. Глухое. Степень изменчивости значений годичного прироста, отражаемая стандартным отклонением и коэффициентом вариации, различается между биотопами незначительно, что косвенно указывает на сходство степени внешнего воздействия на древостой.

Таблица 1

Закономерности изменчивости ширины годичных колец деревьев сосны  
в приозерных биотопах

Биотоп	Объем выборки	Статистики ширины годичных колец, мм					
		$M_x$	min	max	$S_x$	$m_x$	V, %
Яльчик-1	1375	1,62	0,1	7,0	1,00	0,027	61,6
Яльчик-2	1877	1,63	0,1	9,8	1,17	0,027	72,1
Глухое-1	1254	1,54	0,1	9,0	1,06	0,030	68,5
Глухое-2	1367	1,38	0,1	9,7	0,99	0,027	72,0

Средняя ширина годичного кольца характеризует условия роста деревьев лишь для всего временного ряда, не отражая изменений, которые происходили в отдельные периоды их жизни. Так, на оз. Яльчик величина годичного прироста у деревьев, удаленных на 20-40 м от кромки берега, в период до 1920 г. была значительно выше, чем у деревьев, расположенных ближе к урезу воды, с 1955 по 1975 гг., наоборот, ниже, а в последующем равной (рис. 1).

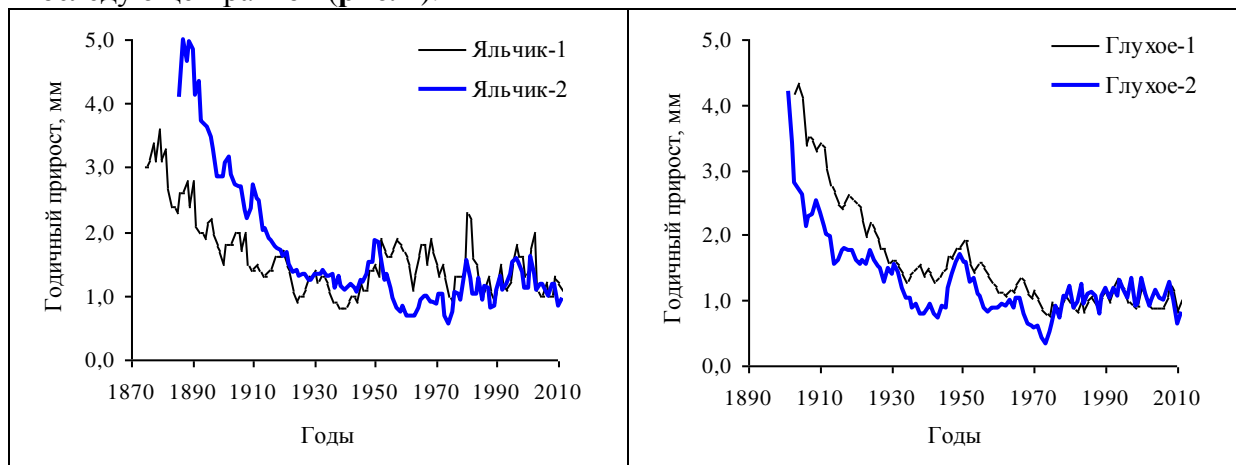


Рис. 1. Динамика радиального прироста деревьев сосны в приозерных биотопах НП «Марий Чодра» на оз. Яльчик (слева) и Глухое (справа).

На берегу оз. Глухое картина иная: деревья в первой прибрежной полосе до 1975 г. росли гораздо лучше, чем на крутом песчаном берегу, а в последующем одинаково. Динамика ширины годичных колец имеет в целом четко выраженный тренд, наилучшим образом отображаемый функцией Ципфа-Парето  $Y = (K - m) \cdot \exp(-a \cdot t/100) + m$ , все параметры которой имеют конкретный биофизический смысл:  $K$  – потенциальная энергия роста или величина исходного импульса движения;  $m$  – уровень стабилизации ширины годичного кольца или нижний порог устойчивого функционирования дерева;  $(K - m)$  – диапазон изменения ширины годичного кольца в процессе роста дерева, отображающий его возможности к изменению ее величины в онтогенезе;  $a$  – скорость сниже-

ния ширины годичного кольца с возрастом  $t$ . Число 100 введено с целью увеличить значение  $a$ . У четырех деревьев возрастной тренд существенно отличался от остальных: у трех деревьев он имел параболическую форму с впадиной в среднем возрасте, а у одного изменялся S-образно, увеличивая значения с возрастом.

Древостой во всех исследованных приозерных биотопах четко различаются между собой по всем параметрам функции возрастного тренда годичного прироста. Наименьшую потенциальную энергию роста имеет древостой на оз. Яльчик, произрастающий на расстоянии до 20 м от кромки воды, а наиболее высокую – удаленный от берега на 20-40 м (табл. 2). Древостой на оз. Глухое занимают по значению этого параметра промежуточное положение, однако характер их отличия между собой сохраняется тот же, т.е. чем больше расстояние от берега, тем выше потенциальная энергия роста деревьев. Ширина годичного кольца, соответствующая уровню стабилизации роста дерева, наибольшая на первой береговой полосе оз. Яльчик, где скорость снижения ее величины с возрастом деревьев наименьшая. У деревьев же на второй береговой полосе оз. Глухое, где лесорастительные условия хуже, чем в других биотопах, порог устойчивого функционирования дерева наименьший, а скорость снижения ширины годичного кольца с возрастом наибольшая. Степень стабильности процесса роста деревьев, отображаемая коэффициентом детерминации функции их возрастного тренда, наиболее высокая на берегу оз. Глухое, а наиболее низкая – на оз. Яльчик, особенно на первой полосе.

Таблица 2

Значения параметров функции возрастного тренда радиального прироста деревьев сосны в приозерных биотопах НП «Марий Чодра»

Биотоп	Значения параметров функции $Y = (K - m) \cdot \exp(-a \cdot t/100) + m$				
	$K$	$m$	$K - m$	$a$	$R^2$
Яльчик-1	$3,75 \pm 0,27$	$1,08 \pm 0,13$	$2,67 \pm 0,29$	$3,97 \pm 1,23$	$0,437 \pm 0,071$
Яльчик-2	$5,54 \pm 0,50$	$1,04 \pm 0,05$	$4,50 \pm 0,52$	$6,30 \pm 0,58$	$0,686 \pm 0,061$
Глухое-1	$4,53 \pm 0,58$	$0,51 \pm 0,12$	$4,01 \pm 0,56$	$4,72 \pm 1,25$	$0,752 \pm 0,039$
Глухое-2	$5,37 \pm 0,47$	$0,88 \pm 0,08$	$4,50 \pm 0,48$	$8,35 \pm 0,98$	$0,754 \pm 0,047$

Деревья во всех изученных приозерных биотопах имеют свои сугубо специфические линии возрастного тренда ширины годичных колец, существенно различающиеся между собой по значениям всех параметров (табл. 3). Особенно значительно варьирует параметр скорости снижения ширины годичного кольца с возрастом деревьев. Меньше всего изменяется параметр потенциальной энергии их роста. Параметры функции возрастного тренда не зависят от диаметра дерева и слабо связаны между собой (табл. 4). Исключение составляет лишь коэффициент детерминации уравнений, который тесно связан с параметрами  $K$  и  $K-m$ . Данный факт свидетельствует о том, что чем выше потенциальная энергия роста деревьев и диапазон изменения ширины годичных колец, тем устойчивее протекает процесс их роста. Анализ графиков и уравнений возрастного тренда показывает также, что древостой на оз. Яльчик вступили в стадию стабилизации годичного прироста в 1940-1945 гг., когда их возраст достиг 100-120 лет. На оз. Глухое стабилизация у древостоев наступила в 1970-1975 гг. в возрасте 75-85 лет. Важно отметить, что деревья сосны в приозерных биотопах сохраняют потенциальные способности к росту до возраста 180 лет и более, а рекреационная нагрузка, наиболее сильно выраженная в прибрежной зоне озер, не отразилась существенным образом на ширине их годичных колец.

Для оценки реакции деревьев на изменение условий среды их обитания обычно используют не абсолютные величины, а индексы прироста, которые представляют собой отношение фактических значений ширины годичного кольца к теоретическим, вычисленным по параметрам функции возрастного тренда. Для расчетов индексов прироста

ста каждого отдельного дерева мы использовали функцию тренда, вычисленную по средним значениям прироста деревьев во всех четырех биотопах. Ее параметры имеют следующие значения:  $K = 4,464$ ,  $m = 1,04$ ,  $a = 5,476$ . Такой подход мы считаем более обоснованным, позволяющим проводить сравнительную оценку характера роста как отдельных деревьев, так и древостоев в целом, соотнося их с некоторым эталоном.

Таблица 3

Изменчивость значений параметров функции возрастного тренда ширины  
годовых колец деревьев в приозерных биотопах НП «Марий Чодра»

Параметр функции	Показатели изменчивости параметров функции					
	$M_x$	min	max	$S_x$	$m_x$	V, %
$K$	4,90	2,22	8,59	1,72	0,26	35,1
$m$	0,91	0,00	1,61	0,37	0,05	40,3
$K - m$	3,99	1,05	7,84	1,76	0,26	44,0
$a$	5,969	0,258	13,66	3,51	0,52	58,9
$R^2$	0,661	0,111	0,919	0,227	0,034	34,3

Таблица 4

Значения коэффициентов корреляции между параметрами функции тренда  
ширины годовых колец деревьев и их диаметром в 2011 году

Параметр	Значения коэффициента корреляции между параметрами функции				
	$K$	$m$	$K - m$	$a$	$R^2$
$K$	1,000	-	-	-	-
$m$	-0,001	1,000	-	-	-
$K - m$	0,978	-0,208	1,000	-	-
$a$	0,480	0,416	0,383	1,000	-
$R^2$	0,727	-0,496	0,814	0,183	1,000
Диаметр	0,127	0,231	0,076	-0,334	-0,191

Анализ полученных данных показал, что значения индексов ширины годовых колец деревьев в приозерных биотопах довольно изменчивы (табл. 5), что свидетельствует об их большой пластичности по отношению к внешним возмущениям и нестабильности условий среды. Наиболее изменчива величина индекса ширины годовых колец в древостоях на первой береговой полосе оз. Яльчик и менее изменчива - на второй полосе оз. Глухое. В целом же прослеживается общая закономерность: по мере удаления от уреза воды рост деревьев становится более стабильным.

Таблица 5

Закономерности изменчивости индексов ширины годовых колец  
деревьев сосны в приозерных биотопах НП «Марий Чодра»

Биотоп	Статистики индексов ширины годовых колец, %					
	$M_x$	min	max	$S_x$	$m_x$	V, %
Яльчик-1	112,0	8,6	468,7	54,8	1,48	48,9
Яльчик-2	104,6	9,0	304,1	45,2	1,04	43,2
Глухое-1	95,4	9,4	329,1	49,0	1,38	51,4
Глухое-2	87,1	7,8	282,5	39,4	1,07	45,2

В изменениях значений индексов годового прироста деревьев прослеживаются определенные закономерности, сугубо специфичные для каждого биотопа. Так, на первой береговой полосе оз. Яльчик минимальное значение индекса прироста за весь период жизни деревьев (60,8%) приходится на 1869 г. (рис. 2). Далее в течение 10 лет происходит резкое увеличение значений показателя до величины 152,6%. После этого

вплоть до 1938 г. происходят коротковолновые колебания с постепенным снижением значений, сменившихся новым подъемом и последующей стагнацией, сопровождающейся, однако, значительными флуктуациями. Деревья на обеих прибрежных полосах озера синхронно отреагировали на внешние воздействия в 1888, 1897, 1949, 1972 и 1978 гг. После засухи 1921 г. наибольшее падение прироста произошло у них на первой береговой полосе, а после засухи 1972 г. – на второй. В ответ на избыток осадков и недостаток тепла в 1978 г. деревья, однако, увеличили прирост, и особенно значительно на первой полосе. С 1972 г. они росли синхронно.

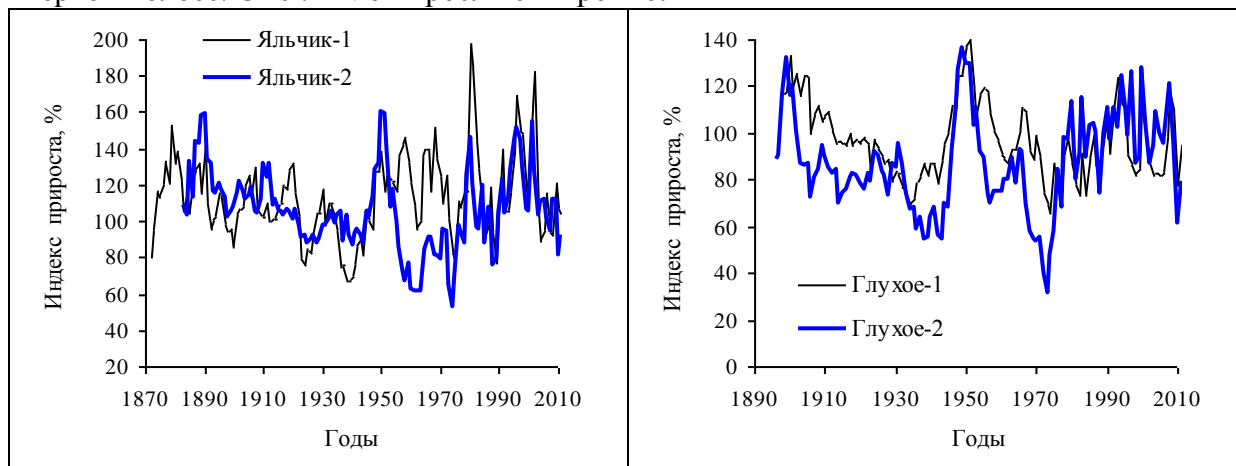


Рис. 2. Динамика индексов прироста деревьев сосны в приозерных биотопах НП «Марий Чодра» на оз. Яльчик (слева) и Глухое (справа).

На оз. Глухое рост деревьев на обеих прибрежных полосах в течение всего периода их жизни протекал более синхронно, чем на оз. Яльчик. Особенно синхронным их рост был в последние 40 лет. С 1899 г. на обеих прибрежных полосах озера происходило последовательное падение индексов прироста деревьев, завершившееся в 1934-1942 гг. Значение показателя резко возросло до 137% в 1949-1950 гг., после чего вновь начало падать, достигнув минимума в 1973 г., причиной чего явилась засуха 1972 г. Особенно сильно снизился прирост деревьев на второй прибрежной полосе. Обращает на себя внимание тот факт, что прирост деревьев начал падать задолго до наступления засух, а после них он сразу же начал повышаться. Какой-либо реакции древостоев на усиление рекреационной нагрузки на фоне флуктуаций величины индексов прироста не отмечается.

Характер динамики индексов прироста деревьев на первой и второй береговых полосах озер различен, о чем убедительно свидетельствуют данные спектрального анализа, показавшего присутствие во временных рядах различных волновых компонент (рис. 3). Так, на первой береговой полосе оз. Яльчик в рядах индексов прироста выделяются гармоники с периодами 5, 8, 15, 25 и 37 лет, а на второй – с периодами 16, 21 и 42 года. На оз. Глухое волновой спектр рядов индексов прироста совершенной иной: на первой полосе присутствуют волновые компоненты с периодами 23 года и 57, а на второй – 17 и 29 лет. На первой приозерной полосе в периоды с 1931 по 1949 и с 1975 по 2011 гг. рост деревьев был синхронным, с 1950 по 1975 гг., наоборот, асинхронным. На второй же береговой полосе фаза синхронного роста деревьев началась в 1973 году и продолжается ныне.

Какие же факторы вызывают чередование периодов подъема и спада величины индексов текущего годовичного прироста деревьев? Логически можно предположить, что одной из причин этого являются флуктуации метеорологических параметров. Проведенные нами расчеты не подтвердили, однако, этого предположения, а показали, что погодные условия, если их оценивать на всем временном отрезке, практически не влияют на изменчивость индексов прироста (табл. 6).



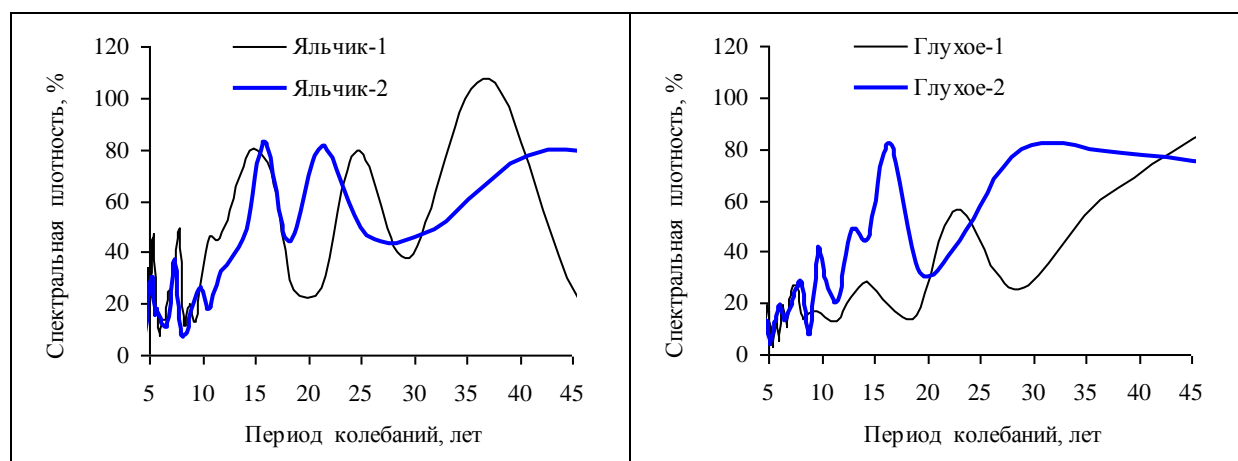


Рис. 3. Периодограммы динамики индексов радиального прироста деревьев сосны в приозерных биотопах НП «Марий Чодра» на оз. Яльчик (слева) и Глухое (справа).

Таблица 6

Величина коэффициента корреляции между рядами индексов годичного прироста деревьев и метеорологическими параметрами летних месяцев

Месяц года	Значения коэффициентов корреляции для разных биотопов				
	Яльчик-1	Яльчик-2	Глухое-1	Глухое-2	В целом
<i>Средняя температура воздуха в предыдущем году</i>					
Май	0,132	-0,099	-0,086	0,118	0,038
Июнь	0,006	-0,039	0,116	0,085	0,046
Июль	-0,172	-0,141	-0,342	-0,121	-0,241
Август	-0,205	-0,099	-0,114	-0,155	-0,197
<i>Средняя температура воздуха в текущем году</i>					
Май	0,068	-0,025	-0,064	0,024	0,012
Июнь	0,143	0,164	0,089	0,058	0,156
Июль	-0,059	-0,063	-0,324	-0,218	-0,197
Август	-0,201	-0,095	-0,101	-0,149	-0,189
<i>Сумма осадков в предыдущем году</i>					
Май	-0,010	0,037	0,139	-0,193	-0,027
Июнь	0,051	0,215	-0,124	0,153	0,117
Июль	-0,114	-0,139	0,180	0,091	-0,020
Август	0,140	0,220	0,152	0,240	0,247

Если же оценку проводить на коротких отрезках времени протяженностью, к примеру, 11 лет, то теснота связи изменится в очень больших пределах (рис. 4). Меняется даже направленность (знак) связи. То же самое отмечено нами ранее и в других биотопах (Демаков, Полевщиков, 1997; Демаков, Исаев, 2009; Демаков, Иванов, Сафин, 2011; Демаков, 2013). Оказалось, что величина текущего прироста у многих деревьев ( $\Delta r_i$ ) тесно связана с приростом предшествующего года ( $\Delta r_{i-1}$ ) (табл. 7). Наличие данной связи, давно отмеченной исследователями (Рудаков, 1963), свидетельствует о том, что ряды ширины годичных колец деревьев **автомодельны** и колебания значений прироста происходят под действием внутренних факторов. Текущие условия среды оказывают на данный процесс лишь модифицирующее воздействие и значительные нарушения автоколебаний роста дерева, т.е. его собственного ритма, происходят только в годы с погодными аномалиями.

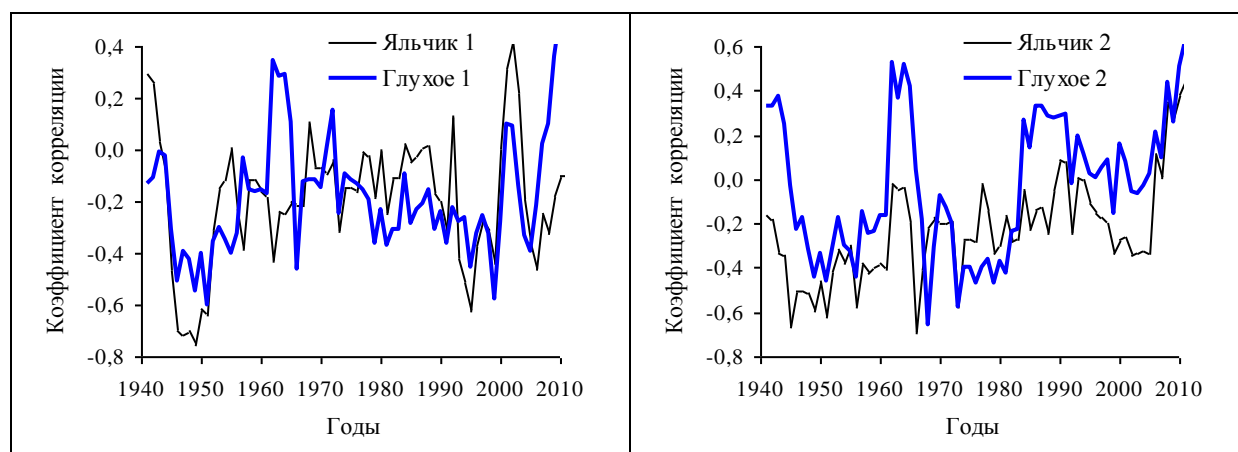


Рис. 4. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами индексов прироста деревьев и средней температуры воздуха в июле-августе предыдущего года, вычисленных с лагом 11 лет (слева) и 1 год (справа).

Таблица 7

Закономерности изменчивости параметров уравнения, отражающего связь между шириной годичного кольца деревьев смежных между собой годах

Параметр уравнения $\Delta r_i = a \cdot \Delta r_{i-1}^b$	Статистики параметров уравнения					
	$M_x$	min	max	$S_x$	$m_x$	V, %
<i>Яльчик-1</i>						
<i>a</i>	1,216	1,004	1,886	0,253	0,080	20,8
<i>b</i>	0,726	0,441	0,935	0,157	0,050	21,6
$R^2$	0,549	0,232	0,805	0,196	0,062	35,7
<i>Яльчик-2</i>						
<i>a</i>	1,064	0,988	1,183	0,061	0,016	5,8
<i>b</i>	0,861	0,654	0,948	0,092	0,024	10,7
$R^2$	0,757	0,429	0,903	0,122	0,032	16,1
<i>Глухое-1</i>						
<i>a</i>	1,063	0,982	1,192	0,059	0,017	5,5
<i>b</i>	0,857	0,670	0,952	0,081	0,023	9,4
$R^2$	0,767	0,447	0,908	0,133	0,038	17,3
<i>Глухое-2</i>						
<i>a</i>	1,045	0,984	1,180	0,058	0,017	5,5
<i>b</i>	0,848	0,547	0,979	0,120	0,035	14,1
$R^2$	0,765	0,341	0,958	0,180	0,052	23,6

Ряды индексов прироста деревьев также автомодельны: связь индексов прироста текущего ( $Y$ , %) и предыдущего годов ( $X$ , %) в приозерных сосняках аппроксимируют степенные функции, объясняющие 52-63% дисперсии значений показателя:

Яльчик-1:  $Y = 3,93 \cdot X^{0,711}$ ;  $R^2 = 0,520$ ; Яльчик-2:  $Y = 2,76 \cdot X^{0,783}$ ;  $R^2 = 0,618$ ;

Глухое-1:  $Y = 2,55 \cdot X^{0,795}$ ;  $R^2 = 0,627$ ; Глухое-2:  $Y = 3,07 \cdot X^{0,750}$ ;  $R^2 = 0,590$ .

Введение в уравнения дополнительных переменных, в том числе различных комбинаций метеорологических показателей, не приводит к повышению их точности, причиной чего являются, вероятно, ценогические факторы и, в частности, неоднородность ценопопуляций деревьев по характеру роста слагающих их особей, о чем убедительно свидетельствуют данные корреляционного анализа индексов временных рядов (табл. 8). Особенно гетерогенна ценопопуляция сосны на первой прибрежной полосе

оз. Глухое, в которой значения коэффициента корреляции между рядами индексов прироста различных деревьев варьируют от -0,665 до +0,686.

Таблица 8

Закономерности изменчивости значений коэффициента корреляции между рядами индексов годичного радиального прироста деревьев

Биотоп	Статистические показатели рядов коэффициента корреляции						
	N	$M_x$	min	max	$S_x$	A	E
Яльчик-1	45	0,099	-0,391	0,430	0,217	-0,568	-0,448
Яльчик-2	91	0,178	-0,235	0,607	0,213	0,012	-0,844
Глухое-1	66	0,064	-0,665	0,686	0,304	-0,363	-0,463
Глухое-2	66	0,248	-0,235	0,714	0,236	-0,015	-0,730
<b>В целом</b>	<b>1176</b>	<b>0,111</b>	<b>-0,665</b>	<b>0,714</b>	<b>0,230</b>	<b>-0,075</b>	<b>-0,211</b>

О гетерогенности ценопопуляций красноречиво свидетельствуют также значительные флуктуации величины стандартного отклонения значений индексов годичного прироста деревьев в разрезе каждого календарного года (рис. 5), отражающие степень однородности ответных реакций особей на внешние воздействия. Ряды значений показателя по древостоям на оз. Яльчик практически стационарны и в них не проявляется изменений, связанных с усилением рекреационной нагрузки.

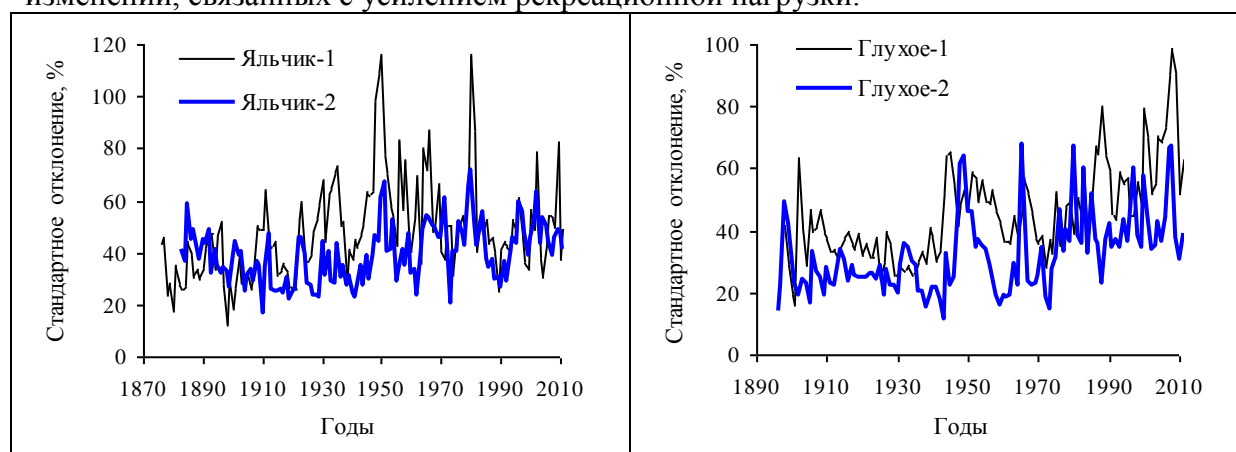


Рис. 5. Динамика величины стандартного отклонения индексов ширины годичных колец деревьев в приозерных биотопах НП «Марий Чодра» на оз. Яльчик (слева) и Глухое (справа).

На первой же полосе у оз. Глухое с 1980 г. отмечается неуклонное возрастание значений величины стандартного отклонения индексов прироста деревьев, которое можно связать с антропогенным давлением. Дополнительным свидетельством различия характера роста деревьев и их ответных реакций на колебания условий среды является большая изменчивость во времени коэффициентов корреляции рядов индексов прироста одних и тех же деревьев в смежные между годы (рис. 6), в рядах значений которых также присутствуют волновые компоненты, свидетельствующие об автоколебаниях, связанных, на наш взгляд, с эндогенными причинами, поскольку в колебаниях значений метеорологических факторов волновые компоненты отсутствуют.

В ценопопуляциях деревьев, несмотря на их неоднородность, довольно четко выделяются обособленные группы, по-разному реагирующие на изменение условий среды и имеющие диаметрально противоположный характер динамики радиального прироста, что приводит к своеобразной рокировке положения особей в ценозе (рис. 7). Этот феномен, выявленный нами и в других биогеоценозах (Демаков, Полевщиков, 1997; Демаков, Исаев, 2009; Демаков, Иванов, Сафин, 2011; Демаков, 2013), не связан с какими бы то ни было внешними факторами, а обусловлен внутренними причинами, в частности с различием стратегии жизненного поведения особей и борьбы их за ресурсы



среды, приводящими, как в известной реакции Белоусова-Жаботинского (Жаботинский, 1974), к незатухающим автоколебаниям, которые поддерживаются за счёт непериодических внешних возмущений системы (Андронов и др., 1981; Абросов и др., 1982).

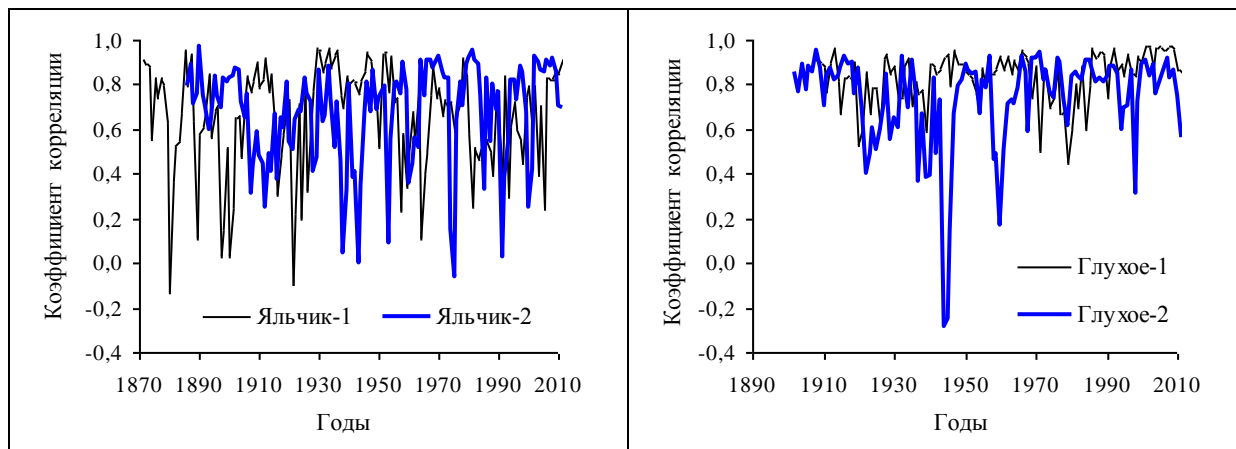


Рис. 6. Динамика значений коэффициента корреляции между рядами индексов годичного прироста текущего и предыдущего годов у одних и тех же деревьев на оз. Яльчик (слева) и Глухое (справа).

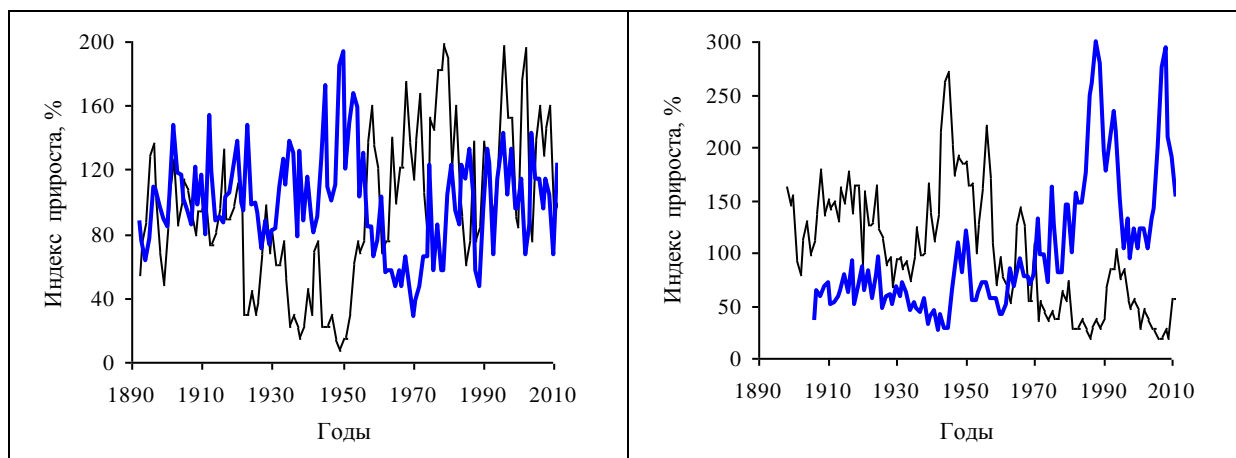


Рис. 7. Динамика индексов прироста деревьев разных кластеров в прибрежной зоне оз. Яльчик (слева) и Глухое (справа).

Неоднородность ценопопуляций древесных растений, выявленная также другими исследователями (Маслаков, 1984; Бенькова, Тарасова, 2004), является одной из форм биологического разнообразия. Наличие в ценопопуляциях особей с различной реакцией на изменения условий среды позволяет им не только поддерживать высокую стабильность роста, но и, согласно правилу Г.Ф. Гаузе (цит. по: Реймерс, 1994), снижать напряженность конкурентных отношений. Гетерогенность ценопопуляций и наличие в них определенного порядка способствует поддержанию гомеостаза, благодаря нивелированию годичного прироста биомассы и повышению эффективности использования индивидуумами энергетических и материальных ресурсов среды, которые всегда ограничены.

### Выводы

1. Ширина годичных колец деревьев сосны и значения их индексов изменяются в приозерных биотопах в очень больших пределах (от 0,1 до 9,8 мм и от 7,8 до 469 % соответственно), что свидетельствует о большой пластичности этой древесной породы по отношению к внешним возмущениям.

2. Деревья сосны в приозерных биотопах сохраняют потенциальные способности к росту до возраста 180 лет и более, а рекреационная нагрузка, наиболее сильно выраженная в прибрежной зоне, не отражается существенным образом на ширине их годовичных колец.

3. Динамика ширины годовичных колец имеет четко выраженный тренд, наилучшим образом аппроксимируемый у большинства деревьев функцией, все параметры которой, имеющие конкретный биофизический смысл, сугубо специфичны в каждом из изученных приозерных биотопов. Степень стабильности роста деревьев, отображаемая коэффициентом детерминации функции возрастного тренда, по мере удаления от уреза воды повышается.

4. Параметры функции возрастного тренда годовичного прироста не зависят от диаметра и возраста деревьев и слабо связаны между собой. Исключением является лишь коэффициент детерминации уравнений, который тесно связан с параметрами потенциальной энергии роста деревьев и общим диапазоном изменения ширины годовичных колец.

5. В приозерных ценопопуляциях сосны, которые довольно неоднородны по характеру роста слагающих их особей и их реакции на внешние возмущения, довольно четко выделяются обособленные группы, по-разному реагирующие на изменение условий среды и имеющие диаметрально противоположный характер динамики радиального прироста. Этот феномен, выявленный нами и в других биогеоценозах, не связан с какими бы то ни было внешними факторами, а обусловлен разделением деревьев по стратегии их жизненного поведения на различные группы, противоборствующие за ресурсы среды, что неизбежно приводит к незатухающим автоколебаниям величины их годовичного прироста. Текущие условия среды оказывают на данный процесс лишь модифицирующее воздействие.

6. Внутривидовое разнообразие, т.е. неоднородность ценопопуляций, является одной из форм биологического разнообразия, способствующего поддержанию гомеостаза в ценозе благодаря нивелированию годовичного прироста биомассы и повышению эффективности использования индивидуумами энергетических и материальных ресурсов среды.

#### Список использованной литературы

*Абросов Н.С., Ковров Б.Г., Черепанов О.А.* Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции. Новосибирск: Наука, 1982. 302 с.

*Андреев С.Г., Ваганов Е.А., Наурзбаев М.М., Тулохонов А.К.* Радиальный прирост деревьев как индикатор длительных изменений гидрологического режима в бассейнах озера Байкал // География и природные ресурсы. 2001. № 4. С. 43-49.

*Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.Э.* Теория колебаний. М.: Наука, 1981. 568с.

*Бенькова А.В., Тарасова В.В.* Ширина годовичного кольца как показатель гетерогенности естественных и искусственных лесных насаждений // Структурно-функциональная организация и динамика лесов. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2004. С. 404-406.

*Битвинскас Т.Т.* Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с.

*Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.

*Демаков Ю.П.* Возможности дендрохронологии в индикации и прогнозе течения природных и антропогенно обусловленных процессов // Математические и физические методы в экологии и мониторинге природной среды. М.: МГУЛ, 2001. С. 257-263.

*Демаков Ю.П.* Динамика радиального прироста деревьев в сосняках лишайниково-мшистых заповедника «Большая Кокшага» // Научные труды государственного при-

родного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. Йошкар-Ола: МарГУ, 2013. С. 143-162.

*Демаков Ю.П., Иванов А.В., Сафин М.Г.* Факторы динамики годичного прироста в высоту сосновых древостоев Республики Марий Эл // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг: Материалы международного научно-практического семинара. Йошкар-Ола: МГТУ, 2011. С. 66-76 (<http://csfm.marstu.net/publications.html>).

*Демаков Ю.П., Исаев А.В.* Закономерности роста деревьев ели в пойме рек Большой и Малой Кокшаги // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 4. Йошкар-Ола: МарГУ, 2009. С. 68-123.

*Демаков Ю.П., Сафин М.Г., Тишин Д.В.* Особенности радиального прироста деревьев в климаксовых сосняках сфагновых Марийского Полесья // Дендрозкология и лесоведение. Материалы Всеросс. конф. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2007. С. 40-42.

*Демаков Ю.П., Полевщиков А.В.* Возрастная структура и особенности динамики радиального прироста приозерных сосняков сфагновых заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. 31 с. (Деп. в ВИНТИ 28.02.97, № 635-B97).

*Жаботинский А.М.* Концентрационные колебания. М.: Наука, 1974. 179 с.

*Ловелиус Н.В.* Изменчивость прироста деревьев (дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий). Л.: Наука, 1979. 230 с.

*Магда В.Н., Ваганов Е.А.* Климатический отклик прироста деревьев в горных лесостепях Алтае-Саянского региона // Известия РАН. Сер. географическая. 2006. № 5. С. 92-100.

*Маслаков Е.Л.* Формирование сосновых молодняков. М.: Лесная пром-сть, 1984. 168 с.

*Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия Молодая, 1994. 367 с.

*Рудаков В.Е.* О зависимости прироста дерева от величины прироста предшествующего года // ИВУЗ: Лесной журн. 1963. № 4. С. 27-30.

*Румянцев Д.Е.* Потенциал использования дендрохронологической информации в лесной науке и практике: Автореф. дис.... докт. биол. наук. М., 2011. 36 с.

*Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Цикличность радиального прироста деревьев в высокогорьях Урала // Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986. С. 134-160.

*Юкнис Р.А., Шяпетене Д.А., Жиливичус А.И.* Выявление антропогенно обусловленных изменений продуктивности лесных насаждений на основе анализа временных рядов годичного прироста деревьев // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1985. Т. 8. С. 145-157.

**Рецензент статьи:** доктор сельскохозяйственных наук, профессор Поволжского государственного технологического университета С.А. Денисов.